DOI: 10.24412/2309-348X-2021-3-62-73

УДК: 633.17: 632.451:631.524.86

ВЫЯВЛЕНИЕ ПЕРЕХОДА ГОМОГЕННЫХ КОМПОНЕНТОВ МУЛЬТИЛИНЕЙНОГО СОРТА ПРОСА КВАРТЕТ В ГЕТЕРОГЕННОЕ СОСТОЯНИЕ С ПОВЫШЕНИЕМ КОМПЛЕКСНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К ГОЛОВНЕ

С.Д. ВИЛЮНОВ, ORCID 0000-0002-7373-5951 E-mail: vniizbk@mail.ru ФГБНУ «ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

Более 20 лет используется в производстве районированный с 2001 г. мультилинейный по устойчивости к головне сорт проса Квартет. Степень сопротивления такого сорта заражению определяется эффективностью генов устойчивости, введенных в его компоненты. Мультилинейный сорт проса создан впервые, поэтому возникла необходимость изучения перестройки в его составе генетических компонентов, особенно после многолетнего производственного использования. Просо полевое не является жестким самоопылителем, поэтому становиться возможным переход изначально гомогенных компонентов мультилинейного сорта в гетерогенное состояние. Важным остается описание закономерностей в противодействии заболеванию изменения долевого состава компонентов, как сорта в целом, так и дрейфующих между растениями - аллелей генов устойчивости. Непосредственно при создании сорта Квартет разработана протестирована методика ускоренного создания (за 3 года) компонентов мультилинейной композиции с генетическим соответствием на 97% уровню исходной высокопродуктивной неустойчивой материнской форме. Предложена и протестирована на практике методика подбора долевой композиции на устойчивость к головне. Выявлено сохранение (32:32:26:10) и переход изначального полиморфизма (3:3:3:1) гомогенной композиции мультилинейного сорта проса в гетерогенное состояние. Протестирована математическая модель определения гетерогенного состава и возникновения дополнительной устойчивости (в среднем на 35%) за счет спонтанного переопыления изначально гомогенных линий. В результате исследований, в условиях искусственного климата и полевых методических опытов, доказано существенное различие по влиянию отдельных рас головни на горизонтальную устойчивость сортов проса. Определена линейная зависимость общего уровня заболевания посевов, зависящая от доли неустойчивого гомогенного компонента композиции и уровня заболевания чистого (100%) посева этой линии в тех же условиях (уровень достоверности R^2 =0,98). Сделаны предложения о целесообразности внедрения в селекционный процесс мультилинейных сортов и элемента управления генетическим полиморфизмом за счет изначально гетерогенных линий, что позволит исключить этап отбора гомогенных компонентов по устойчивости к болезням, в условиях тестирующих инфекционных фонов.

Ключевые слова: мультилинейный сорт, компоненты сорта, пыльная головня (*Sporisorium destruens*), просо посевное (*Panicum miliaceum* L.), гены устойчивости, расы возбудителя головни, горизонтальная устойчивость.

REVEALING THE TRANSITION OF HOMOGENEOUS COMPONENTS OF THE MULTILINEAR MILLET CULTIVAR QUARTET INTO A HETEROGENEOUS STATE WITH AN INCREASE IN THE COMPLEX RESISTANCE TO SMUT

S.D. Vilyunov, ORCID 0000-0002-7373-5951

E-mail: vniizbk@mail.ru

FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

Abstract: For more than 20 years, millet variety Quartet, zoned since 2001, has been used in production, multilinear in terms of smut resistance. The degree of resistance of this variety to infection is determined by the effectiveness of resistance genes introduced into its components. The multilinear variety of millet was created for the first time; therefore, it became necessary to study the rearrangement of genetic components in its composition, especially after many years of industrial use. Field millet is not a rigid self-pollinator; therefore, it becomes possible for the initially homogeneous components of a multilinear variety to pass into a heterogeneous state. It remains important to describe the patterns in counteracting the disease of changes in the proportional composition of components, both the variety as a whole, and drifting between plants alleles of resistance genes. Directly during the creation of the Quartet variety, a technique was developed and tested for the accelerated creation (in 3 years) of the components of a multilinear composition with genetic correspondence at 97% to the level of the initial highly productive unstable maternal form. A technique for selecting a share composition for smut resistance has been proposed and tested in practice. The retention (32:32:26:10) and the transition of the initial polymorphism (3:3:3:1) of the homogeneous composition of the multilinear millet cultivar into the heterogeneous state were revealed. A mathematical model was tested for determining the heterogeneous composition and the appearance of additional resistance (on average by 35%) due to spontaneous cross-pollination of initially homogeneous lines. As a result of research, in an artificial climate and field methodological experiments, a significant difference in the influence of individual smut races on the horizontal resistance of millet varieties has been proved. A linear dependence of the total level of crop disease was determined, depending on the proportion of the unstable homogeneous component of the composition and the level of disease of a pure (100%) crop of this line under the same conditions (confidence level $R^2=0.98$). Suggestions were made on the feasibility of introducing multilinear varieties into the breeding process, and an element of genetic polymorphism control due to initially heterogeneous lines, which will allow to exclude the stage of selection of homogeneous components for resistance to diseases, in conditions of testing infectious backgrounds.

Keywords: multiline variety, variety components, dusty smut (*Sporisorium destruens*), common millet (*Panicum miliaceum* L.), resistance genes, races of the causative agent of smut, horizontal resistance.

Введение

В экологическом и экономическом аспекте наиболее выгодным перспективнм методом защиты растений от болезней остается возделывание устойчивых к заболеваниям сортов сельскохозяйственных культур. Н.И. Вавилов еще в 1940 году указывал, что важным и решающим методом в борьбе с грибными и бактериальными болезнями является выведение иммунных сортов. Ван дер Планк в 1963 году ввел понятия вертикальной (VR) и горизонтальной (НR) резистентности (устойчивости) к заболеванию. Внедрение сортов с основными или вертикальными генами устойчивости было и остается наиболее успешным средством борьбы с болезнями растений. Этот тип резистентности легко поддается манипулированию в селекционных программах и эффективен до тех пор, пока не будут установлены штаммы патогена, к которым они не придают резистентности. Затем, если имеется другой ген, который обуславливает устойчивость к новым штаммам патогена, этот ген устойчивости может быть включен в сорт селекционером. При этом селекционер, сознательно или бессознательно, применяет принцип гипотезы "ген за ген". Взаимодействие генов растений и грибковых паразитов экспериментально подтвердил американский фитопатолог Гарольд Генри Флор, выдвинувший гипотезу «ген на ген». Гипотеза "ген на ген" была им предложена в 1942 году в качестве простейшего объяснения результатов исследований наследования патогенности у гриба ржавчины льна Melampsora lini. Он также считает, что на многолинейном сорте не может возникнуть в опасном количестве сложная раса, способная преодолеть все его гены. Но вместе с тем Г. Флор (1956) и С. Бороевич (1984) считают, что накопление генов устойчивости в одном сорте не является фактором долговременной защиты культуры от патогена, а наоборот, способствует появлению новой, более вирулентной расы, поскольку устойчивый сорт оказывает давление отбора на доминирующие расы патогена, к которым он устойчив. Более длительная защита культуры возможна с помощью сочетания комплекса генов вертикальной устойчивости и связана с постоянством комбинации определенных рас патогенов и их генов вирулентности. По данным В.А. Шкаликова (2005) это явление обнаружено М. Вольфом. Внутрисортовой генетической дивергентностью обладали ранние сорта-популяции или сорта-смеси растений-самоопылителей. Однако по ряду агрономических признаков они не отвечали условиям современного интенсивного производства, и на смену им пришли мультилинейные сорта, принцип создания которых впервые разработал у овса П. Йенсен (1956) и у пшеницы Н. Борлауг (1952). Раса патогена, способная поразить одно растение, не сможет вызвать эпифитотию, если соседнее растение устойчиво.

Началом изучения закономерностей в системной устойчивости проса к головне можно считать 30-е годы XX века, когда в 1938 г. при изучении коллекции проса Всесоюзного института растениеводства на Веселоподолянской опытно-селекционной станции была выделена непоражающаяся популяцией головни из Приморского края форма № 1843 (ВИР 8763), выделенная из образца ВИР 50. В дальнейшем изучение индивидуальных особенностей различных рас и популяций головни Sporisorium destruens (Schlecht) Yanky, а также генов устойчивости к ним проса (Sp), наиболее полно было проведено в НИИСХ Юго-Востока. Там работа по селекции на устойчивость к головне была начата с 1957 года. Здесь идентифицировано на вирулентность 17 рас и патотипов головни, выявлено 7 генов устойчивости проса к ней (табл. 1). Широко распространенные расы – 1, 2, 5, 8 и 9. Остальные патотипы (3, 4A, 6, 7, 7A, 10, 11 и 12) имеют локальное значение. В результате многолетних исследований установлены факты, важные для практики и теории расовой дифференциации головнёвых грибов: 1) на одном пораженном растении проса паразитирует только одна раса, независимо от их числа в изучаемом спорообразце-популяции; 2) проса идентифицированные расы возбудителя головни обладают поразительной стабильностью индивидуальных патогенных свойств (новых «гибридных» патотипов гриба до настоящего времени не выявлено) [1]. Было отмечено, что в местных популяциях головни могут присутствовать одновременно несколько рас патогена [2].

Таблица 1 Ключ идентификации гена устойчивости *Sp* у проса посевного (*Panicum miliaceum* L.) и рас патогена пыльной головни (*Sporisorium destruens*)

Ген Sp		Paca															
	1	2	2H	3	4	4A	5	5A	6	6A	7	7 A	8	9	10	11	12
0	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
1	R	S	S_{dw}	S	R	R_{dw}	R	R_{dw}	R	R_{dw}	R	R_{dw}	R	R	R	R	S
2	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S	R	R	S	R
3	S	S	S	R	S	S	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	S
4	R	R	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	R	S	R	S
5	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	S	R	S	S
6	S_{dw}	S_{dw}	S_{dw}	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	S_{dw}	S_{dw}	S_{dw}	S_{dw}
7	R_{dw}	R_{dw}	S						S			R_{dw}			R_{dw}	R_{dw}	R_{dw}

Примечания: R (resistance) и S (susceptibility) - устойчивость и восприимчивость; dw (dwarfism) - карликовость;

Объединение тесно сцепленных генов резистентности Sp в одном генотипе связано с огромными трудностями. Чтобы получить генотип проса, обладающий генетически обусловленной резистентностью ко всем известным расам, потребуется объединить в комплекс 3 гена (Sp1, Sp2, Sp3). В своей работе Т.М. Левченко (1997) упоминает о получении дигенных форм с помощью рекомбигенеза, но на сегодняшний день существуют единичные дигеные сорта, объединяющие два гена и полученные с помощью рекомбигенеза [3]. По мнению Коробкова С.Д, Ильина В.А., Алешина А.Ф. (1991) более результативным и экологически безопасным представляется путь возделывания сортосмесей проса, состоящих

из компонентов с различными генами устойчивости, или мультилинейных сортов. препятствует отсутствие Реализации первого варианта необходимого набора морфологически сходных высокопродуктивных районированных сортов с различными Spгенами. Автор «зеленой революции», нобелевский лауреат Н.Е. Борлауг (1958) уверен, что требует создание мультилинейных сортов также получения различающихся резистентности биологически совместимых и фенотипически выровненных аналогов или изогенных линий на основе лучших сортов, перспективных форм. Обоснование количества и состава этих компонентов в сорте было осуществлено нами (В.С. Сидоренко, С.Д. Вилюнов 1996, 1997) в 1997 году. Изучение композиций сортообразцов проса с генами устойчивости, проводимое совместно с Г.П. Жук (2001), позволило выявить основные механизмы проявления их резистентности в системе «просо-головня» на разном уровне инфекционного фона. Степень сопротивления заражению у композитного сорта определяется в первую очередь эффективностью генов устойчивости, введенных в его компоненты. Под влиянием инфекционной нагрузки идет адаптационная структурная перестройка состава сорта за счет элиминации восприимчивых генотипов. Вследствие такой перестройки - с каждым годом пересева полевая устойчивость сорта нарастает, снижаются возможности распространения и споровой репродукции местного патогена. Таким образом, в течение нескольких лет возделывания мультилинейного сорта без применения пестицидов местная популяция патогена подвергается нарастающему генетическому прессингу и уровень заболевания снижается до минимума.

Цель исследований — изучение динамики заложенного генетического полиморфизма на устойчивость к головне изначально гетерогенной композиции мультилинейного сорта проса, после многолетнего возделывания при пересеве семенами собственного урожая.

Материалы и методы

Мультилинейный сорт проса Квартет непрерывно возделывается в ОПХ «Стрелецкое» Орловской области с 1998 года на товарные и семенные цели (сегодня это ОС «Стрелецкая – филиал ФГБНУ ФНЦ ЗБК). На сорте в производственном цикле хозяйства не использовалось протравливание семян перед посевом. Другие сорта проса в хозяйстве не возделываются. Средняя урожайность сорта за годы возделывания в хозяйстве составила 3,2 т/га.

Все опытные делянки располагались на полях ФНЦ ЗБК. Площадь каждой делянки (ширина 1,65 м, длинна 2 м, 4 рядка, ширина междурядий 0,45 м) составляет 3,3 кв.м. Почва темно-серая лесная, среднесуглинистая, средне окультуренная, микрорельеф участка выровненный. По основным физико-химическим показателям данная почва является типичной для природно-экономической зоны. Пахотный и метровый слой почвы характеризуется высокой удерживающей способностью (118...345 мм). Возможные запасы доступной растениям влаги в слое почвы 0...35 см соответствуют 88 мм, а в метровом слое 262 мм. Максимальная гироскопическая влажность – 6,8...7,5% от массы почвы, влажность устойчивого увядания составляет 9,6...13,3%. Посев осуществлялся в середине мая, кассетной сеялкой по 200 семян в рядок, исходя из нормы 2,7 млн. растений на 1 га, со всхожестью не менее 90%. Для исключения случайных процессов в распределении спор по семенам, для равномерного однородного распределения нагрузки, уровень заражения был предельно максимальным (более 2% телиоспор от веса семян). Идентификация сортообразцов проса посевного проводилась согласно ключа идентификации устойчивости и восприимчивости гена *Sp* (табл. 1) к расам головни (по: Н.П. Тихонов, 1991, 2006, 2009, 2018). Все образцы рас головни (раса 1, 2, 3, 4, 6А, 8 и 12) получены из НИИСХ Юго-Востока, как в 2018 году, так и ранее в 1997 г.

Опыт 2002 года был заложен 01.02.2002 (Дата всходов: 4.02.2002, первый лист – 6.02.2002) в условиях искусственного климата на предельном (более 2% телиоспор от веса семян) инфекционном фоне 1-й и 6А рас головни. Смешиваемые в композицию две линии проса имели визуальные маркерные отличия и несли разные гены устойчивости к головне: линия л.2277 badium с геном Sp4 (устойчива к расе 1, и неустойчива к расе 6А), линия л.1965 соссіпеит с геном Sp3 (неустойчива к расе 1 и устойчива к расе 6А). На инфекционном фоне

двух рас головни, в трех повторениях высевалось по 30 семян в 7 вариантах различных смесей двух линий (2 расы головни х 3 повторения х 7 вариантов = 42 сосуда).

Опыт 2018 года был заложен в полевых условиях на жестком инфекционном фоне (2% телиоспор от веса семян): 1, 2, 3, 4, 6A, 8, 12 и смесью 1+6A+8 рас головни. Семена урожая 2017 г. мультилинейного сорта Квартет для исследования были получены из ОПХ «Стрелецкое», где сорт возделывался в производственных условиях без протравливания и пересеве собственными семенами. Одновременно с исследуемым сортом Квартет, на фоне этих же рас головни, закладывались контрольные варианты полностью неустойчивой его материнской формы — сорт Благодатное. Посев осуществлен 23 мая, широкорядной кассетной сеялкой по 200 зараженных семян (М₁₀₀₀=8,0 г) в рядок в 4-х повторениях (2 сорта х 8 вариантов рас головни х 4 повторения = 64 наблюдения), между вариантами сортов закладывались защитные делянки. При посеве между вариантами с другой расой осуществлялась промывка и дезинфекция сеялки. Подсчет здоровых и больных растений проведен в период 28-30 июля 2018 г.

В 2018 году непосредственно с производственного посева ОПХ "Стрелецкое" сорта проса Квартет, было отобрано и обмолочено 250 метелок созревших растений. Урожай каждого растения был высеян в 2019 году отдельными рядками в делянках на предельном инфекционном фоне (2%). Для выявления долевого состава исходных компонентов (гены устойчивости Sp1...Sp4) в сорте было высеяно 60 индивидуальных образцов семян с растения, включая 8 сортообразцов дифференциаторов (идентифицированные гены Sp0...Sp7) на фоне 1, 2, 6A и 8 расах головни. Отдельно, для идентификации гена Sp3, на фоне расы 1 были высеяны 232 образца с индивидуальных растений из сорта Квартет. В 2020 г., по результатам 2019 г., на инфекционном фоне пяти рас головни (1, 2, 3, 6A и 8) на 100 делянках был заложен уточняющий опыт с целью дополнительной дифференциации устойчивости образцов 2018 г. и их потомства полученного в 2019 г.

Результаты и обсуждение

Долевой состав композиции линий с генами устойчивости к головне мультилинейного сорта проса был рассчитан исходя из максимально оптимального перекрытия всего известного расового состава головни. Для подбора набора линий была выполнена трансформация ключа идентификации гена устойчивости Sp (табл. 1) с 17 идентифицированными расами к виду матрицы $\mathbf{M_{i,Sp}}$ (табл. 2) по 12 расам и 7 генам, где 0 – восприимчивость, а 1 – устойчивость (резистентность) к расе патогена

Таблица 2 Матрица расчета доли компонентов с генами Sp по ключу идентификации гена устойчивости Sp к патогену

Ген Ѕр		Paca, M _{i,Sp}											Доля	
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	компонента, d_{Sp}	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0,3	
2	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0,3	
3	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0,3	
4	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0,1	
5	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
7	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	
Вероятность проявления расы, P_i	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	целевая ячеика	
Доля устойчивого компонента в смеси, d_i	0,7	0,4	0,3	0,3	0,6	0,9	0,6	0,7	0,7	0,6	0,4	0,3	0,9997	

Данная матрица просчитана с помощью встроенного в программу MS Excel пакета надстройки «Поиск решения» (Solver), выполняющей поиск максимального значения общей устойчивости в целевой ячейке (выделено **полужирным**) изменением долей компонентов с генами Sp (d_{Sp} выделено kypcubom). Целевая ячейка (**ЦЯ**) связана с соответствующими ячейками «долей компонента» через формулу произведение всех значений «долей устойчивого компонента в смеси» между собой:

ЦЯ
$$= 1 - \prod_{i=1}^{12} d_i$$
, где

 d_i —значение «Доля устойчивого компонента в смеси» для расы головни вычисляется как «Вероятность проявления расы» умноженный на сумму значений ключей перемноженных на изменяемое значение соответствующей доли компонента гена (таблица 2.):

$$d_i = P_i \sum\nolimits_{Sp=0}^{7} M_{i,Sp} \times d_{Sp}$$

Оптимальным составом для всего спектра рас головни оказался состав 3:3:3:1 по генам Sp1, Sp2, Sp3, Sp4 соответственно, с минимальной долей устойчивого компонента в 30% к 3, 4 и 12 расам головни. Для расчетов, когда известен расовый состав местной головни, можно более конкретно подобрать долевой состав линий, с генами устойчивости, изменяя «Вероятность проявления расы» от 0,5 до 1,0. Например: если имеется только первая раса головни (P_1 = 1,0, а «Вероятность проявления расы» других рас i= 2...12 равен P_i = 0,5), то состав уже будет 5:3:1:1 соответственно.

При оптимизации целевой ячейки были наложены следующие ограничения:

- 1. Сумма всех долей компонентов равна единице;
- 2. Минимальная «доля устойчивого компонента» в смеси больше 0,3 (для охвата всего спектра рас);
- 3. Максимальная «доля устойчивого компонента» в смеси не больше 0,9 (это дает возможность не полностью перекрывать некоторые расы, что снижает коэффициент отбора и уменьшает вероятность появления более агрессивной расы головни).

При создании изначальных гомогенных по генам устойчивости Sp1...Sp4 к головне линий мультилинейного сорта была разработана методика переноса генов устойчивости к головне на полностью неустойчивую высокопродуктивную материнскую форму сорта проса. В качестве реципиента был взят используемый в качестве стандарта во многих регионах возделывания, высокопродуктивный сорт проса Благодатное.

Все компоненты мультилинейного сорта получены путем многократного бекроссирования и аналогичны генетическому материалу продуктивной материнской формы более чем на 97% (табл. 3).

Схема получения резистентных аналогов проса

Таблица 3

1 год	Теплица	Реципиент (Р) ♀	Донор (Д) 💍
	Теплица	$P(E\Phi)xF_1(И\Phi)$	50%P
	Поле	$P(E\Phi)xF_1BC_1(И\Phi)$	75%P
	Теплица	$P(E\Phi)xF_1BC_2(И\Phi)$	87,5%P
2 год	Теплица	$P(E\Phi)xF_1BC_3(И\Phi)$	93,7%P
	Поле	F ₁ BC ₄ (ИФ)*	96,9%P
	Теплица	F ₂ BC ₄ (ИФ)*	тип Р
3 год	Теплица	F ₃ BC ₄ (ИФ)*	тип Р
	Поло	E DC (NW)*	Trum D

 $\frac{1}{10}$ Поле $\frac{1}{10}$ $\frac{1$

Неустойчивость к головне материнской формы позволяет легко определять на инфекционном фоне лжегибриды, что упрощает процесс отбора гибридных селекционных образцов. На предварительном этапе идентификации коллекционного и селекционного материала по устойчивости к головне – использовалось сочетание минимального числа рас головни: 1, 2, 3, 6A или 1, 2, 3, 4. Образцы, реагирующие соответственно определенному

гену, повторно проверялись на том же, или расширенном наборе рас. Морфологически однородные линии (л.1950 – Благодатное х Орловское 7 (Sp1); л.2007 – Благодатное х (к.8751 х Мут.1700) (Sp2); л.1965 – Благодатное х к.9128 (Sp3); л.1963 – Благодатное х 241 (Sp4).) в дальнейшем вошли в композицию мультилинейного сорта проса Квартет.

В 2018 году на инфекционном фоне ФНЦ ЗБК были заложены опыты для выявления генетического полиморфизма мультилинейного изменения сорта Квартет многолетнего возделывания при пересеве собственными семенами, без протравливания против головни. Результаты опыта по уровню поражения головней мультилинейного сорта в условиях жесткого инфекционного фона (2%) разных рас головни, выявили сохранение изначально заложенного генетического полиморфизма по генам устойчивости к головне Sp1...Sp4. В результате проведенных расчетов в составе мультилинейного сорта Квартет выявлена: дегрессия влияния линии (Sp3) с уровня 30% до 2%; снижение доли линии (Sp2) с 30% до 22%; одновременное увеличение влияния линий (Sp1) с 30% до 58% (в 1,9 раз) и линии (Sp4) с 10% до 19%. Расчетное влияние линий с генами (Sp1...Sp4) в составе сорта Квартет, после 20 лет использования в производстве, составило 58:22:2:20. Это сильно расходится с изначальной композицией, но в целом все гены устойчивости в мультилинейном сорте сохранились [4]. Одновременно с таким отклонением влияния линий с генами устойчивости от изначального 3:3:3:1 – было выявлено и значительное увеличение погрешности в вычислениях при росте числа восприимчивых компонентов сорта для отдельной расы головни (рис. 1).

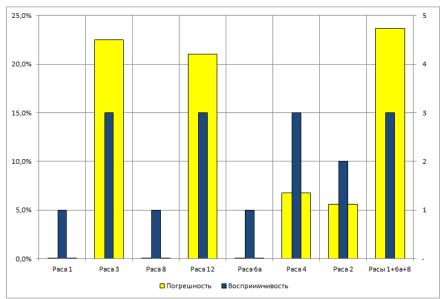


Рис. 1. Увеличение погрешности в общей устойчивости мультилинейного сорта проса к головне за счет нелинейного взаимодействия гомогенных компонентов при росте количества неустойчивых к расе головни линий в композиции

Кроме сохранности генетического полиморфизма, было выявлено общее снижение проявления заболевания посевов, т.е. фактическая устойчивость сорта Квартет возросла от изначальной (далее указано в скобках): для 1 расы – 98% (70%); для 2 расы – 52% (40%); для 3 расы – 63% (30%); для 4 расы – 68% (30%); для 8 расы – 78% (70%); для 12 расы – 68% (30%). И лишь для 6А расы головни общая устойчивость сорта Квартет понизилась с 90% до 82%. В целом по факту общая устойчивость сорта возросла на 35,4%, уровень общего проявления заболевания различных рас головни в посеве отражен на рисунке 2.

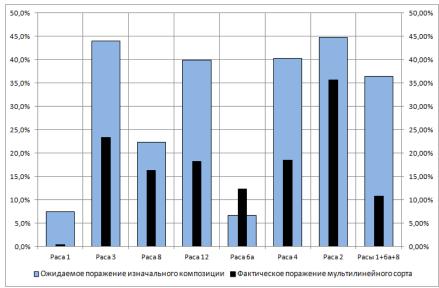


Рис. 2. Отклонение фактического поражения мультилинейного сорта Квартет от теоретического для изначальной композиции линий (Sp1...Sp4) - 3:3:3:1. Жесткий инфекционный фон различных рас головни, ФНЦ ЗБК, 2018 г.

В анализе опыта 2018 г. все расчеты ожидаемого проявления заболевания выводились для долевого состава неустойчивого гомогенного компонента через линейную регрессию, проверенную автором ранее в опыте 2002 года «по выявлению влияния доли неустойчивого компонента в смеси на уровень поражения посева» (рис. 3). Этот опыт на высоком уровне достоверности (аппроксимация R^2 = 0,98) показал прямую линейную зависимость уровня поражения композиции и доли неустойчивого компонента к головне, выраженный через коэффициент равный поражению восприимчивого компонента в чистом виде (100% доля в посеве) и в тех же условиях. На рисунке 3 наблюдается, что на расе 6A (л.2277 badium с Sp4) — значение линии тренда полностью совпало с расчетной (теоретической), а на расе 1 (л.1965 соссіпеит с Sp3) — отклонение линии тренда было в рамках ошибки опыта полученной величине поражения однородного посева. Было обнаружено существенное различие влияния рас головни $F_{\phi akr}$ =77,2 > F_{05} =10,1 (HCP $_{05}$ =10,8, точность опыта 2,11%). Это было подвержено двухфакторным дисперсионным анализом данных опыта 2018 г. (табл.4): Фактор А — сорт (мультилинейный сорт Квартет и полностью неустойчивый к головне сорт Благодатное); фактор В — раса головни (1, 2, 3, 4, 6A, 8, 12 и смесь рас 1 + 6A + 8).

Таблица 4 Результаты двухфакторного дисперсионного анализа уровня поражения сортов проса Квартет и Благодатное на 8 вариантах различных рас головни, 2018 г.

Источник вариации	Сумма квадратов	Степени свободы	Дисперсия	F _{факт}	F ₀₅	Влияние,
Фактор А	3,061	1	3,061	1000,2	4,1	70,2
Фактор В	0,809	7	0,116	37,8	2,2	18,6
Взаимодействие АВ	0,274	7	0,039	12,8	2,2	6,3
Вариантов	4,144	15	0,276	90,3	1,9	95,1
Повторений	0,078	3				1,8
Случайное	0,138	45	0,003			3,2

Точность опыта = 7,43%, HCP_{05} = 0,078

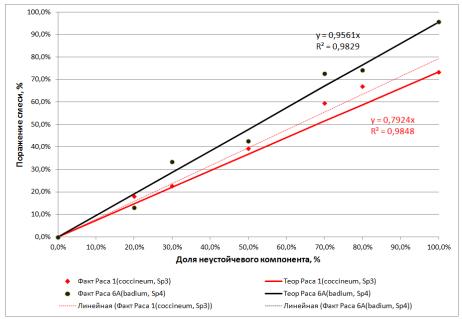


Рис. 3. Влияние доли неустойчивого компонента на общее поражение посева головней на предельном инфекционном фоне, для композиционной смеси гомогенных по гену устойчивости Sp двух линий (разновидность соссіпеит и badium), ВНИИ ЗБК, 2002 г.

Увеличение погрешности в общей устойчивости мультилинейного сорта проса к головне по отношению к изначальной композиции и возросшая за 20 лет дополнительная защита неустойчивых компонентов явно носят не линейный характер. В тоже время за всю историю полевых наблюдений (1998-2018 гг.) возникновения головневых эпифитотий на сорте обнаружено не было. Следовательно, перестройки долевого состава гомогенных исходных линий в сорте, за счет элиминации восприимчивых генотипов (пораженные растения не репродуцируют семена) произойти не могли. Соответственно было сделано предположение о перераспределении генов устойчивости в полевой популяции за счет переопыления исходных линий внутри мультилинейного сорта. генетический полиморфизм сорта и гомогенность изначальных компонентов сортовой композиции должны были претерпеть изменения естественным образом. По мнению С.Бороевича: «Сорт-популяция представляет собой совокупность очень большого числа различных генотипов, которые чаще всего обнаруживают в какой-либо естественной или местной популяции. Если речь идет о культурах-самоопылителях, то можно утверждать, что любой присутствующий в такой популяции генотип находится в гомозиготном состоянии с определенной частотой. Если же речь идет о растениях-перекрестниках, то в этом случае часть генотипов находится в гомозиготном, а часть - в гетерозиготном состоянии с определенной частотой и между ними может наступить состояние равновесия ввиду имеющей место в популяции системы свободного размножения.» [5]. А так как по мнению многих авторов просо обычно является самоопылителем, но при благоприятных условиях возможно перекрестное опыление, которое может достигать 15% и более [6]. Для проверки этой гипотезы, на основе ключа идентификации гена устойчивости Sp у проса посевного (Panicum miliaceum L.) и рас патогена пыльной головни (Sporisorium destruens) (табл. 1), была расширена сформированная ранее матрица [4] гетерогенными комбинациями генов устойчивости (табл. 5).

Гетерогенные комбинации генов Sp1...Sp4 могут проявлять себя по устойчивости к головне как дигены. Соответственно для наглядности они обозначены в матрице как Sp12, Sp13, Sp14, Sp23, Sp24, Sp34. Матрица представляет 11 значимых строк сочетания аллелей генов устойчивости Sp и 8 столбцов (i) с вариантами рас патогена ($M_{i,Sp}$). Значение $M_{i,Sp}$ равно нулю – если в соответствующей ячейке ключа стоит резистентность (устойчивость) к расе головни, и равно уровню поражения неустойчивого компонента (материнская форма

сорт Благодатное) на этой расе головни и в этих же почвенно-климатических условиях. Для смеси рас использовалась сумма произведений фактического поражения неустойчивого компонента на соответствующее значение $M_{i,Sp}$. Также матрица имеет дополнительные строки для расчетов фактических данных по вариантам (уровень поражения посевов неустойчивого сорта Благодатное $EO_i^{\phi a \kappa m}$, мультилинейного сорта Квартет, $E_i^{\phi a \kappa m}$) и строку теоретического поражения Квартета. Расчет матрицы проведен с помощью встроенного в программу MS Excel пакета надстройки «Поиск решения» (Solver), выполняющей оптимальный подбор в ячейках долей компонентов (d_{Sp} выделено E(s) курсивом) для поиска минимального значения результирующей целевой ячейки E(s) представляющей собой произведение максимальной ошибки на сумму ошибок:

РЦЯ =
$$MAX(E_i) \times \sum_{i=1}^{8} E_i$$
, где $E_i = \left| \left(\mathbb{E}_i^{\phi \text{akt}} \right)^2 - \left(\mathbb{E}_i^{\text{Teop}} \right)^2 \right| / \left(\mathbb{E}_i^{\phi \text{akt}} + \mathbb{E}_i^{\text{Teop}} \right)^2$

Теоретическое поражение Квартета (E_i^{meop}) выводится из суммы по столбцу произведений соответствующих в строке значений ключа матрицы на долю генетического компонента:

$$\mathsf{B}_{i}^{\mathrm{reop}} = \sum_{Sp=1}^{10} d_{sp} \times M_{Sp,i}$$

Для формирования окончательного расчета в оптимизации долевого состава с минимализацией целевой ячейки были наложены следующие ограничения:

- 1. Сумма всех долей компонентов равна единице (100%);
- 2. Значение доли компонента больше или равно 0;

Таблица 5 Фактические и расчетные величины поражения разными расами головни неустойчивого сорта проса Благодатное, мультилинейного сорта Квартет и его отдельных компонентов, %, 2018 г.

		Paca, $M_{i,Sp}$										
	1	2	6A	8	4	3	12	1+6A+8	%,			
Номер столбца, <i>i</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	d_{Sp}			
Фактическое поражение Благодатное (Sp0), $E0_i^{\phi a \kappa \tau}$	24,70	74,66	66,67	74,45	57,53	62,72	56,89	71,25	Доля компонента $d_{Sp},$			
Фактическое поражение Квартет, $\mathcal{E}_{i}^{\phi a \kappa m}$	0,43	35,65	12,30	16,24	18,42	23,36	18,16	10,71	омпон			
Теоретическое поражение Квартета, E_i^{meop}	0,43	28,44	7,84	10,29	26,87	36,52	27,55	16,92	эля ко			
Гены устойчивости, <i>Sp</i>	Pac	четная м	атрица	_			ых лини	й расами	Д			
Tensi yeron insocin, sp				гол	овни, %	o O						
1. Sp0	24,70	74,66	66,67	74,45	57,53	62,72	56,89	71,25	1,7299			
2. Sp1	0	74,66	0	0	0	62,72	56,89	0	11,6507			
3. Sp2	0	0	0	74,45	57,53	62,72	0	74,44	12,0887			
4. Sp3	24,70	74,66	0	0	57,53	0	56,89	24,70	0			
5. Sp4	0	0	66,67	0	57,53	62,72	56,89	66,67	10,0260			
6. Sp12	0	0	0	0	0	62,72	0	0	16,9230			
7. Sp13	0	74,66	0	0	0	0	56,89	0	24,7131			
8. Sp14	0	0	0	0	0	62,72	56,89	0	0			
9. Sp23	0	0	0	0	57,53	0	0	0	16,7516			
10. Sp24	0	0	0	0	57,53	62,72	0	0	5,8125			
11. Sp34	0	0	0	0	57,53	0	56,89	0	0,3045			
Целевые ячейки ошибки, E_i	0,000	11,246	22,144	22,435	18,660	21,98 6	20,544	22,479	31,356			

Подсчет долей действующих для защиты растения каждого из четырех аллелей генов Sp1...Sp4, включая гетерозиготные состояния (две разные аллели одновременно), составил – 53,3%, 51,6%, 41,8%, 16,1% соответственно. Откуда соотношение функциональных аллелей генов Sp1...Sp4 в посеве составит 32,4:31,7:25,7:9,9 с дополнительной вероятностью проявления до 2% доли полностью неустойчивого компонента (Sp0), что соответствует изначальному соотношению гомогенных линий 30:30:30:10. Данный вывод подтверждается опытными данными 2019 года (табл. 6), когда был заложен полевой опыт по определению геноспецифической реакции отдельных случайных растений из мультилинейного сорта Квартет на инфекционном фоне разных рас головни [7, 8].

Таблица 6 Результаты идентификации генетических компонент сорта проса Квартет на предельном (2%) инфекционном фоне четырех рас головни, ФНЦ ЗБК, 2019 г.

Опыт	Число сортообразцов	Sp1	Sp2	Sp3	Sp4	Неопределенно/ выбраковка*
Инфекционный фон различных рас (1, 2, 6A, 8) головни, шт.	52	16	17	5	6	8
Доля, %	100	30,8	32,7	9,6	11,5	15,4
Инфекционный фон на 1 расе головни, шт.	232	X	X	32	X	13
Доля, %	100	-	-	14,6	-	X

^{*)} Реакция сортообразца проса на различные расы головни не соответствовала ключу идентификации, или произошла выбраковка сортообразца по техническим причинам

За 2019-2020 гг. отмечалось, что степень поражения различных сортообразцов очень сильно разнилось — от единичных больных растений на фоне здоровых, до 80% уровня поражения на фоне отдельных рас головни. Для сравнения — за эти годы полностью восприимчивый стандарт (сорт Благодатное) стабильно поражался всеми расами головни в диапазоне от 60 до 90% на контрольных посевах. Отмечено образование отдельных компонентов с не типичными для изначально гомогенных линий свойствами по устойчивости к головне. Соортообразцы 72 и 167 при пересеве в 2020 г. подтвердили отсутствие гена устойчивости (Sp0), хотя проявили высокую горизонтальную устойчивость по большинству рас патогена — поражались единичные растения в посеве. Это подтверждает проявившийся в расчетах (табл. 5) возможный, полностью неустойчивый компонент на уровне 2% за 20 лет использования в производстве мультилинейного сорта.

Выводы и предложения

- 1. В гомогенной смеси компонентов с разными генами устойчивости к головне достоверно прослеживается линейная зависимость уровня поражения общего посева от доли неустойчивых компонентов и степени поражения этих компонентов в чистом посеве.
- 2. Между расами головни достоверно подтверждено различное влияние на горизонтальную устойчивость растений проса, выраженное в уровне поражения восприимчивого сорта.
- 3. В течение многолетнего использования в производстве мультилинейный сорт проса Квартет полностью сохранил заложенный изначально генетический полиморфизм и соотношение генов устойчивости, осуществляющих комплексную защиту.
- 4. Частичный переход, за 20 лет использования, из гомогенного в гетерогенное состояние компонентов композиции сорта увеличил горизонтальную устойчивость сорта. Гетерогенный по генам устойчивости Sp мультилинейный сорт проса посевного (*Panicum miliaceum* L.) обладает большей комплексной устойчивостью к патогену пыльной головни (*Sporisorium destruens*).
- 5. Методика ускоренного переноса (за 3 года) 4 генов устойчивости к головне (Sp1...Sp4) на восприимчивую высокопродуктивную, адаптивную к местным условиям, но

полностью неустойчивую материнскую форму проса позволяет оперативно создавать морфологически однородные компоненты для мультилинейных сортов.

- 6. Использование в селекции гетерогенных по генам устойчивости Sp линий, при создании мультилинейных композиций, позволяет расширить круг исходного материала и, соответственно, сократить сроки создания сортов, исключив этап доведения отдельных морфологически идентичных компонентов до гомогенности линии по гену устойчивости композитного сорта.
- 7. Предлагаемая методика расчета изначальной мультилинейной композиции, на основе ключа идентификации генов устойчивости и рас патогена, для оптимального состава композитного сорта является универсальным и доступным инструментом, и может применяться на других культурах.

Литература

- 1. Тихонов Н.П., Тихонова Т.В., Милкин А.А. Идентификация сортов проса по устойчивости к головне // Зернобобовые и крупяные культуры. 2018, №3(27), С.71-77. doi:10.24411/2309-348X-2018-11036
- 2. Дюсибаева Э.Н., Сейтхожаев А.И., Рысбекова А.Б. Определение расового состава возбудителя головни проса в сухостепной зоне Северного Казахстана // Евразийский союз ученых. -2019. -№ 6-2 (63). -ℂ. 11-13. doi:10.31618/ESU.2413-9335.2019.2.63.166.
- 3. Тихонов Н. П. Сорт проса посевного Сарбин // Зернобобовые и крупяные культуры. -2021. -№ 2 (38). С. 99-103. doi:10.24412/2309-348X-2021-2-99-103.
- 4. Вилюнов С.Д. Динамика генетического полиморфизма мультилинейного сорта проса Квартет в условиях Орловской области за 20 лет возделывания // Земледелие. №4, 2019, С.33-36. doi:10.24411/0044-3913-2019-10408
- 5. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. М.: 1984. 343 с.
- 6. Котляр А.И. Возможность использования естественного перекрёстного опыления проса посевного в селекционной работе // Зернобобовые и крупяные культуры. -2018. -№ 4(28). C. 68-77. doi:10.24411/2309-348X-2018-11052.
- 7. Vilyunov S.D., Sidorenko V.S. Revealing the component composition of the multilinear millet variety Quartet during long-term seed production // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2021. Vol.650. doi:10.1088/1755-1315/650/1/012106.
- 8. Зотиков В.И., Вилюнов С.Д. Современная селекция зернобобовых и крупяных культур в России. // Вавиловский журнал генетики и селекции. − 2021. Т.25. №4. − C.381-387. doi:10.18699/VJ21.041

References

- 1. Tikhonov N.P., Tikhonova T.V., Milkin A.A. Identifikatsiya sortov prosa po ustoichivosti k golovne [Identification of millet varieties by smut resistance]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*. 2018, no.3, pp.71-77. doi:10.24411/2309-348X-2018-11036 (In Russian)
- 2. Dyusibaeva E.N., Seitkhozhaev A.I., Rysbekova A.B. Opredelenie rasovogo sostava vozbuditeli golovni prosa v sukhostepnoi zone Severnogo Kazakhstana [Determination of the racial composition of millet smut pathogens in the dry steppe zone of Northern Kazakhstan]. *Evraziiskii soyuz uchenykh*. 2019, no. 6-2(63), pp. 11-13. doi:10.31618/ESU.2413-9335.2019.2.63.166. (In Russian)
- 3. Tikhonov N. P. Sort prosa posevnogo Sarbin [Common millet variety Sarbin]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2021, no. 2(38), pp. 99-103. doi:10.24412/2309-348X-2021-2-99-103. (In Russian)
- 4. Vilyunov S.D. Dinamika geneticheskogo polimorfizma mul'tilineinogo sorta prosa Kvartet v usloviyakh Orlovskoi oblasti za 20 let vozdelyvaniya [Dynamics of genetic polymorphism of the multilinear millet variety Quartet under the conditions of the Oryol region over 20 years of cultivation]. *Zemledelie*, no.4, 2019, pp.33-36. doi:10.24411/0044-3913-2019-10408 (In Russian)
- 5. Boroevich S. Printsipy i metody selektsii rastenii [Plant breeding principles and methods]. Moscow, 1984, 343 p. (In Russian)
- 6. Kotlyar A.I. Vozmozhnost' ispol'zovaniya estestvennogo perekrestnogo opyleniya prosa posevnogo v selektsionnoi rabote [The possibility of using natural cross-pollination of seed millet in breeding work]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*. 2018, no. 4(28), pp. 68-77. doi:10.24411/2309-348X-2018-11052. (In Russian)
- 7. Vilyunov S.D., Sidorenko V.S. Revealing the component composition of the multilinear millet variety Quartet during long-term seed production. IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2021. Vol.650. doi:10.1088/1755-1315/650/1/012106.
- 8. Zotikov V.I., Vilyunov S.D. Sovremennaya selektsiya zernobobovykh i krupyanykh kul'tur v Rossii [Modern breeding of leguminous and groat crops in Russia]. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*. 2021, V.25, no.4, pp. 381-387. doi:10.18699/VJ21.041 (In Russian)